Studier över floran på serpentinbergarter i norra Fennoskandien och nordöstra Nordamerika

AV

OLOF RUNE

UPPSALA 1957

ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI AB

STUDIER ÖVER FLORAN PÅ SERPENTINBERGARTER I NORRA FENNOSKANDIEN OCH NORDÖSTRA NORDAMERIKA

Akademisk avhandling

som med tillstånd av Matematisk-naturvetenskapliga fakulteten
vid Uppsala universitet
för vinnande av filosofie doktorsgrad
framställes till offentlig granskning
å Växtbiologiska Institutionen
lördagen den 18 maj 1957 kl. 10 f. m.

AV

OLOF RUNE
Fil. lic., Norrl.

För samtidig granskning framlägges
de i inledningen nämnda
arbetena I–V

UPPSALA 1957

ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI AB

Studier över floran på serpentinbergarter i norra Fennoskandien och nordöstra Nordamerika

Studies on the Flora of Serpentine Rocks in Northern Fennoscandia and Northeastern North America

AV

OLOF RUNE

UPPSALA 1957

ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI AB

Förord

Föreliggande uppsats är en kort sammanfattning av mina viktigare publicerade arbeten över floran på serpentinbergarter. Dessa undersökningar har ingått som en del i de forskningar beträffande huvudsakligen de nordiska fjällväxternas utbredning och ekologi, som jag bedrivit sedan mer än tio år tillbaka. Mina undersökningar bygger till väsentlig del på det direkta studiet av föreliggande växters förekomst i naturen. Då det gäller fjällväxter, som ju blott är tillgängliga för undersökning under drygt en månad per år, kommer insamlandet av tillräckligt iakttagelsematerial att kräva avsevärd tid. Undersökningarna över serpentinfloran, som här framlägges som akademisk avhandling, har pågått i det närmaste tio år och utgör den första större, sammanhängande delen av mina forskningar beträffande fjällfloran, som publicerats.

Bearbetningen av undersökningsmaterialet har i huvudsak skett vid Uppsala Universitets Växtbiologiska Institution, som under alla år lämnat mig allt tänkbart stöd och möjliggjort genomförandet av dessa undersökningar. Jag vill därför här framföra ett särskilt varmt tack till institutionens prefekt, professor G. Einar Du Rietz, för den värdefulla hjälp, som där kommit mig till del, ej minst lämnad av honom personligen i form av handledning och entusiastisk uppmuntran.

Till alla dem som på olika sätt bidragit till genomförandet av dessa undersökningar och som nämnts i tidigare arbeten vill jag här upprepa mitt tack.

Med särskild glädje och tacksamhet minns jag mina färdkamrater, som med mig delat såväl fältarbetets grå vardag med mygg och regnblöta som högtidsstunder av upptäcktsglädje på serpentinbergen. Speciellt vill jag tacka min hustru, Maj Rune, som varit med om de flesta och bästa färderna.

Bidrag till finansieringen av dessa undersökningar har erhållits i form av anslag från Uppsala Universitet (anslag för fältarbete) samt i form av stipendier förvaltade av Uppsala Universitet och Kungl. Vetenskapsakademien. Stipendier och anslag har dessutom

erhållits från följande: Kungl. och Hvitfeldtska stipendieinrättningen, Svenska Turistföreningen, Svensk-Norska Samarbetsfonden, Stiftelsen Lars Hiertas Minne, Stiftelserna J. C. Kempes Minne och Seth M. Kempes Minne samt Stiftelsen Hj. Lundbohms Minne. Gentemot samtliga dessa institutioner vill jag betyga min tacksamhet.

Umeå den 31 mars 1957.

OLOF RUNE

Inledning

Föreliggande sammanfattning grundar sig på följande arbeten utgivna av författaren:

I. Plant Life on Serpentines and Related Rocks in the North of Sweden. — Acta Phytogeogr. Suec. 31. Uppsala 1953.

II. Notes on the Flora of the Gaspé Peninsula. — Svensk Bot. Tidskr. 48:1. Uppsala 1954.

III. Arenaria humifusa on Serpentine in Scandinavia. — Nytt Mag. f. Botanikk, Vol. 3. Oslo 1954.

IV. Arenaria humifusa i Sverige. — Svensk Bot. Tidskr. 49: 1–2. Uppsala 1955.

V. De serpentinicola elementen i Fennoskandiens flora. — Svensk Bot. Tidskr. 51: 1. Uppsala 1957.

Hänvisning till ovanstående arbeten sker i fortsättningen genom användande av siffrorna I–V.

Serpentin- och olivinstenar eller mer generellt de ultrabasiska bergarterna (peridotiterna) är basiska, dvs. kiselsyrafattiga bergarter, som nästan helt saknar de biologiskt viktiga grundämnena kalcium och alkalimetaller. De består i stort sett endast av olika magnesium- och järnsilikat med små mängder av bl. a. krom och nickel. Där dessa bergarter går i dagen utgör de ett substrat för växtligheten, som i kemiskt och fysikaliskt hänseende avsevärt skiljer sig från det som bildas av de vanligare bergarterna. Serpentin förekommer ehuru förhållandevis sparsamt inom vitt skilda delar av världen. Floran på serpentin visar sig överallt egenartad, den domineras av arter som antingen helt saknas eller är sällsynta i omgivningen.

I Fennoskandien förekommer serpentinbergarter huvudsakligen som intrusiv i fjällkedjan. Utanför denna finns dessutom mindre förekomster i Norrbotten och Finland. I östra Nordamerika förekommer serpentin rikligt inom de allra nordligaste delarna av Appalachernas veckningskedja, särskilt på halvön Gaspé och västra Newfoundland.

Serpentin förekommer flerstädes i Mellan- och Sydeuropa (Apenninerna, Alperna, Balkan etc.) och det är väsentligen genom undersökningar i dessa områden som serpentinproblemet först kommit att uppmärksammas (I, kap. I). Inom Fennoskandien har undersökningar över serpentinfloran företagits i Norge (Björlykke 1938) och Finland (Kotilainen 1944), medan från Sverige endast föga var känt, då föreliggande undersökningar togs upp av författaren. Detta skedde i samband med en inventering av kärlväxtfloran i södra Lapplands fjällområde, där större delen av de svenska serpentinförekomsterna finns. Med utgångspunkt från detta område har mina serpentinundersökningar utsträckts till att omfatta hela det svenska fjällområdet. För Sveriges vidkommande föreligger sålunda en fullständig inventering beträffande floran på alla kända serpentinförekomster av betydelse (I, IV, V). Genom exkursioner inom nordöstra Canada samt Norge och Finland har jag även kunnat samla iakttagelser beträffande serpentinfloran i dessa områden. Dessa har som jämförelsematerial medtagits i I, som väsentligen avhandlar floran på de svenska serpentinförekomsterna. En närmare redogörelse för de ekologiska förhållandena inom serpentinområdet Mt Albert på Gaspé föreligger i II. Under de senaste åren har mina undersökningar beträffande serpentinfloran till stor del varit inriktade på *Arenaria humifusa* och dess förekomst på serpentin i Fennoskandien. Resultatet av dessa undersökningar har redovisats i III och IV. Under denna tid har jag även kommit att exkurrera mycket i Nordnorge. Genom sålunda erhållen kännedom om den nordnorska serpentinfloran har det varit möjligt för mig att i det senaste arbetet (V) framlägga synpunkter på serpentinfloran inom Fennoskandien som helhet.

Av ovan nämnda arbeten är I det grundläggande huvudarbetet, de senare uppsatserna utgör närmast kompletteringar till detta. I I föreligger ett speciellt kapitel, vari beskrives vegetation och flora inom 41 svenska serpentinområden. Häri ingår även en systematisk förteckning jämte lokalförteckning över samtliga kärlväxtarter funna på serpentin i Sverige. För de områden, som inventerats även beträffande lavar och mossor, föreligger en motsvarande förteckning. I ett senare kapitel behandlas serpentinflorans problem ur allmän, i huvudsak växtgeografisk synpunkt. Slutligen behandlas i särskilt kapitel serpentinjordens kemiska sammansättning och diskuteras de tänkbara orsakerna till serpentineffekten. I uppsatserna III, IV och V lämnas kompletterande uppgifter om vegetation och flora på

svenska serpentinfält, vilka ej behandlats i I. Det rör sig härvid huvudsakligen om serpentinförekomster, som blivit kända genom under senaste åren utgivna geologiska kartor (KAUTSKY 1953, KULLING 1955). Föreliggande sammanfattning följer därför i stort sett denna kapitelindelning.

Mina undersökningar har i första hand inneburit en fullständig inventering av alla kända svenska serpentinområden. Som ett resultat härav har jag sedan kunnat utföra taxonomiska studier och bearbetningar av de särskilda, morfologiskt distinkta ekotyper, genom vilka många arter är företrädda på serpentin. Dessa studier har utförts dels på populationerna i fält, dels på insamlat herbariematerial. De flesta behandlade formerna har även studerats i odling. Vidare har undersökningar över serpentinväxternas ekologi företagits främst genom jämförande fältstudier. Detta har möjliggjorts genom att de svenska serpentinernas mineralogiska och kemiska sammansättning i ett stort antal fall är känd genom undersökningar av T. DU RIETZ (1935). I en del fall har jag själv låtit utföra kemiska analyser och pH-bestämningar i jordprov från serpentin. I några fall har även mineralogisk bestämning skett genom mikroskopering av slipsnitt (metodiken har närmare behandlats i I: I).

Vegetationen på serpentin

Gränsen mellan serpentin och omgivande berggrund motsvaras i allmänhet av en mycket skarp vegetationsgräns. Alla slutna växtsamhällen upphör, där serpentinen tar vid. Vegetationen på serpentin utgöres i allmänhet av pionjärsamhällen med glesa förekomster av ett begränsat antal arter. Stora ytor täcks av block och naken vittringsjord. De flesta svenska serpentinområdena är belägna inom fjällens skogsregioner. Skillnaden mellan vegetationen på serpentin och omgivande berggrund blir där synnerligen accentuerad genom den synnerligen sparsamma trädvegetationen på serpentin. Gran synes helt undvika serpentinjord, och även björk är sparsam på detta substrat. Endast tallen synes kunna växa obehindrat på serpentin. På grund av det ofta utsatta läget blir dock tallarna vanligen krokiga och förkrympta. På de svenska serpentinfälten har två i Fennoskandien tidigare urskilda typer av växtsamhällen kunnat identifieras, nämligen *Asplenion viridis subarcticum* (NORDHAGEN 1936) och *Arenarion norvegicae* (NORDHAGEN op. cit.). Den förra förekommer i klippspringor på serpentin, den senare i rasmarker

eller på platser med naken vittringsjord, särskilt där denna genom serpentinens förskiffring innehåller grövre vittringsmaterial. Slutna växtsamhällen bildas sällan på serpentin. Till en del har detta sin grund däri, att endast ett mycket begränsat antal arter förmår växa på serpentin. En viktig orsak inom nordliga serpentinområden är emellertid också den starka jordflytning och tjälskjutning, som i regel förekommer på serpentin. Orsakerna härtill behandlas i ett senare avsnitt.

De kryopedologiska faktorernas inverkan på vegetationen och floran inom ett nordligt serpentinområde har särskilt studerats på fjället Mt Albert på Gaspé Peninsula i nordöstra Canada. Detta fjäll är bekant för sin märkliga flora, rik på lokala endemer och ytterst disjunkta förekomster av dels arktiska, dels västamerikanska arter. Man har förklarat detta genom antagandet, att området ej varit fullständigt nedisat under den sista (Wisconsin) glaciationen (Fernald 1925). Det visar sig emellertid, att samtliga arktiska arter är bundna till det vidsträckta, plana toppartiet på Mt Albert, vilket är uppbyggt av serpentin. Fjället är ej högre, än att även de högsta delarna, som ej är uppbyggda av serpentin, till större delen täcks av en subalpin snårskog av krypande *Picea mariana* och *Abies balsamea*. Marken är här täckt av ett mäktigt humustäcke. Serpentinpartiet bildar däremot en »barren ground» - tundra, där den sparsamma vegetationen endast delvis täcker den nakna vittringsjorden, som bildar en utpräglad polygonmark. Den starka jordflytningen förorsakas dels av serpentinjordens mekaniska sammansättning, dels av förhållandet, att serpentinberggrunden ligger nästan horisontellt och på ringa djup. Serpentinområdet på Mt Alberts topp påminner därvid i hög grad om t. ex. de öländska alvarmarkerna. Den i det närmaste arktiska vegetationstyp, som härskar på Mt Alberts topplatå, är därför edafiskt betingad, och det rika inslaget av arktiska arter i floran är närmast att betrakta som relikter från den senglaciala eller tidiga postglaciala floran.

Serpentinfloran i Fennoskandien

Med avseende på förekomstfrekvensen på serpentin jämfört med andra bergarter kan varje taxon förekommande på serpentin betecknas som endera av följande: 1. Serpentinicol (serpentine-characteristic), förekommande rikligare på serpentin än på andra bergarter. 2. Serpentin-indifferent, visande samma förekomstfrekvens på serpentin som på andra bergarter. 3. Tillfällig på ser-

pentin (serpentine-accidental), visande endast ringa och sporadisk förekomst på serpentin.

Av dessa tilldrar sig den första kategorien det största intresset. Följande taxa kan betraktas som serpentinicola i Fennoskandien (inom hela området eller delar därav): *Asplenium adiantum nigrum, A. adulterinum, A. viride, Agrostis stolonifera* (som indigen i fjällområdet), *Rumex acetosa* ssp. *pratensis* var. *serpentinicola, Cerastium glabratum* (särskilt varieteterna *microphyllum* och *serpentinicola*), *C. alpinum* var. *nordhagenii, C. holosteoides* var. *serpentini, C. scandicum* var. *kajanense* (syn. *C. holosteoides* var. *kajanense*), *Minuartia biflora* var. *serpentinicola* (även andra morfologiskt ej avvikande former av arten är serpentinicola), *Arenaria humifusa, A. norvegica, Viscaria alpina* var. *serpentinicola* (även andra morfologiskt ej avvikande former av arten är serpentinicola), *Melandrium rubrum* var. *serpentinicola* (även andra morfologiskt mindre avvikande former av arten är serpentinicola), *Silene acaulis, S. maritima, Arabis petraea.*

Listan domineras i påfallande grad av caryophyllacéer. Inom ett mer begränsat område omfattande det svenska fjällområdet har även *Molinia coerulea* och *Luzula spicata* räknats som serpentinicola (I). För Sveriges vidkommande utgår följande av ovannämnda taxa, vilka som serpentinicola hittills endast är funna i Norge eller Finland: *Asplenium adiantum nigrum, Cerastium holosteoides* var. *serpentini, C. alpinum* var. *nordhagenii, Silene maritima, Arabis petraea.*

För Sveriges del upptas även följande kryptogamer: *Tritomaria quinquedentata, Rhacomitrium lanuginosum, Drepanocladus uncinatus, Campylium stellatum, Trentepolia jolithus.*

Listan över serpentin-indifferenta taxa upptar för Sveriges del ett tjugotal kärlväxter, ungefär lika många mossor och ca 15 lavar. Det bör dock härvid anmärkas, att beträffande mossor och lavar inventeringen är ytterst ofullständig.

De taxa som endast tillfälligtvis förekommer på serpentin är många till antalet; för Sveriges del är antalet 112.

Av ovan nämnda serpentinicola taxa har följande nybeskrivits av författaren: *Cerastium glabratum* var. *serpentinicola* (som *C. alpinum* var. *serpentinicola*, komb. *C. glabratum* var. *serpentinicola* Hultén 1955), *Viscaria alpina* var. *serpentinicola, Melandrium rubrum* var. *serpentinicola, M. rubrum* var. *smithii* (samtliga i I) samt *Rumex acetosa* ssp. *pratensis* var. *serpentinicola* och *Minuartia biflora* var. *serpentinicola* (båda i V).

Övriga här nämnda serpentinicola varieteter är beskrivna i föl-

jande arbeten: *Cerastium scandicum* var. *kajanense* (som *C. vulgatum* var. *kajanense* Kotilainen & Veera Salmi 1950, komb. *C. scandicum* var. *kajanense* Rune 1956); *C. holosteoides* var. *serpentini* (*C. caespitosum* var. *eucaespitosum* f. *serpentini* Novák 1927, *C. vulgatum* var. *eglandulosum* f. *serpentini* Gartner 1939, *C. holosteoides* var. *serpentini* Hylander 1955), *C. alpinum* var. *nordhagenii* (Kotilainen & Seivala 1954); *C. glabratum* var. *microphyllum* (Hultén 1955).

Växtgeografiska synpunkter på serpentinfloran

Serpentinicola taxa representerar sannolikt i de flesta fall serpentinicola ekotyper, som avviker fysiologiskt (närmare härom nedan) och i vissa fall även morfologiskt från andra typer av arten. I samtliga undersökta fall har serpentinicola växter och deras avkomlingar visat sig odlingsbara även i vanlig jord. Försök har emellertid visat att detta endast gäller under förutsättning att konkurrens saknas (Kruckeberg 1954). Detta framgår även av de iakttagelser författaren gjort beträffande *Arenaria humifusa*, som förekommer särskilt rikligt på serpentin vid Salojaure i Lule lappmark. Arten visar här god lokal spridningsförmåga och har i ett fall bevisligen spritt sig från ett större serpentinfält till ett litet serpentinblock, som genom uppfrysning blottats i en myr ca 3 km därifrån. Trots att detta område är rikt på kalkrika bergarter och tillhör de botaniskt rikaste delarna av fjällkedjan, har *A. humifusa* ej i något fall visat spridning till annat substrat än serpentin.

Kruckeberg (1954) har vidare genom odlingsexperiment i Californien visat, att inom en art, som förekommer både på serpentin och annat substrat, de typer som växer utanför serpentin ej går att odla på serpentin. Motsvarande odlingsförsök med svenskt material har av författaren påbörjats vid Kittelfjäll i Åsele lappmark. Preliminära resultat pekar mot en bekräftelse av vad Kruckeberg funnit. Förmågan att växa på serpentin torde alltså vara specifik för de serpentinicola ekotyperna, och endast arter, som förmår utbilda sådana, kan uppträda som serpentinicola.

Serpentinicola taxa kan fördelas på tre kategorier: 1. Serpentinofyter, som utgöres av morfologiskt distinkta ekotyper, vilka beskrivits som särskilda taxa. De är ej geografiskt isolerade från närstående, icke-serpentinicola typer av arten. 2. Serpentinicola relikter. Hit bör räknas varje serpentinicol taxon som uppträder disjunkt på serpentin och således är geografiskt isolerad från närstående former eller

arter. 3. Serpentinicola ubikviter, som utgöres av allmänt utbredda arter, vilka förekommer synnerligen rikligt på serpentin.

Av dessa kategorier utgör de serpentinicola ubikviterna ett grundstadium i utvecklingen. De representeras på serpentin av ekotyper, som är ekologiskt men ej morfologiskt skilda från arten i övrigt. Serpentinofyterna utgöres av såväl ekologiskt som morfologiskt avvikande ekotyper. Dessa båda kategorier övergår till den tredje, de serpentinicola relikterna, i de fall då de icke-serpentinicola biotyperna dör ut inom ett visst område, inom vilket således de serpentinicola ekotyperna ensamma kommer att representera arten.

Exempel på serpentinofyter utgör samtliga de ovan nämnda serpentinicola varieteterna. Av serpentinicola ubikviter kan nämnas *Asplenium viride* och *Silene acaulis*. Typiska serpentinicola relikter är *Arenaria humifusa, A. norvegica* och *Cerastium glabratum* s. lat., vilka inom vidsträckta områden endast är representerade av serpentinicola ekotyper. Serpentinicola relikter, geografiskt mindre skilda från de icke-serpentinicola populationerna, är t. ex. *Asplenium adiantum nigrum, Agrostis stolonifera, Sagina nodosa, Silene maritima, Arabis petraea*. Dessa är i Fennoskandien strand- eller kustväxter, som på serpentin uppträder mer eller mindre avlägset från sina vanliga ståndorter.

En jämförelse mellan flororna inom de klimatiskt och i övrigt i stort sett ekologiskt likvärdiga serpentinområdena i norra Fennoskandien och nordöstra Canada visar, att flertalet av de caryophyllacéer, som är serpentinicola i Fennoskandien, i den mån de förekommer i nordöstra Amerika, är serpentinicola även där. Följande är således serpentinicola såväl i Fennoskandien som nordöstra Canada: *Arenaria humifusa, Minuartia biflora, (M. rubella), Viscaria alpina, Silene acaulis*. Då det gäller andra än caryophyllacéer, saknas emellertid likheter. *Asplenium viride*, som tillhör de mest utpräglade serpentinicolerna i Fennoskandien, är arktiskt cirkumpolär och förekommer således även i nordöstra Canada. I detta område har den emellertid aldrig blivit iakttagen på serpentin. Ett motsatt förhållande råder beträffande *Rhododendron lapponicum* och *Carex scirpoidea*, båda utpräglat serpentinicola på Gaspé och Newfoundland men ej alls funna på serpentin i Fennoskandien, vars flora de dock tillhör. Härav framgår att caryophyllacéer uppenbarligen har en allmän tendens att mycket lätt bilda serpentinicola biotyper. I fråga om andra arter, såsom *Asplenium viride, Rhododendron lapponicum* och *Carex scirpoidea*, är tydligen förekomsten av serpentini-

cola biotyper begränsad till en viss del av artens utbredningsområde. Dessa exempel visar, att arter med vidsträckt utbredning ej utan vidare kan antas vara homogena i ekologiskt avseende.

De morfologiska förändringar, serpentinomorfoser, som uppträder hos serpentinofyter, är i stort sett likartade och innebär i allmänhet en adaptation till de torra och näringsfattiga förhållandena på serpentin. Vanliga serpentinomorfoser inom Fennoskandien är således minskad storlek, stenofylli, kraftig utveckling av rotsystemet, glabrescens i samband med förtjockning av kutikulan och ofta stark anthocyanfärgning av växtens gröna delar.

I de flesta fall har de fennoskandiska serpentinofyterna relativt begränsade förekomstområden. Således är *Melandrium rubrum* var. *smithii* begränsad till en lokal i Jämtland, medan *M. rubrum* var. *serpentinicola* förekommer inom tre tämligen närbelägna lokaler i Tärna sn, Lycksele lappmark. *Minuartia biflora* var. *serpentinicola* finns likaledes inom tre tämligen närbelägna lokaler i Vilhelmina sn, Åsele lappmark. *Rumex acetosa* ssp. *pratensis* var. *serpentinicola* synes i sin typiska form finnas endast inom Jämtland och södra Lappland. *Viscaria alpina* var. *serpentinicola* däremot har en jämn utbredning över hela Nordfennoskandien. *Cerastium scandicum* var. *kajanense* har två (ev. tre) utbredningscentra: ett i kajanska Österbotten, ett i södra Lappland och Jämtland samt eventuellt ett i Sunnmöre (endast en något tvivelaktig kollekt föreligger tills vidare härifrån).

De serpentinicola relikterna *Arenaria humifusa, A. norvegica* och *Cerastium glabratum* är av stort växtgeografiskt intresse. Den förstnämnda, som varit föremål för särskilda undersökningar (III, IV), skall närmare behandlas i särskilt avsnitt nedan.

Arenaria norvegica och *Cerastium glabratum* har vissa likheter i utbredningen. Båda förekommer på såväl serpentin som andra, oftast kalkrika bergarter. De förekommer på detta sätt längs hela den skandinaviska fjällkedjan. Särskiljer man de serpentinicola och de icke-serpentinicola populationerna, visar sig dock de icke-serpentinicola populationerna hos båda arterna ha en bicentrisk utbredning. Mellan norra Lycksele lappmark och Dovre med angränsande fjällområden är båda arterna representerade endast på serpentin. Arterna uppträder således inom »utbredningsluckan» endast som serpentinicola relikter. Då dessa serpentinicola populationer sannolikt uppstått ur mer biotyprika, icke-serpentinicola (V), föreligger här ett indicium på att en bicentrisk utbredning (i detta fall de icke-

serpentinicola populationernas) uppstått genom reduktion av en ubikvit utbredning under postglacial tid. Då ju endast ett fåtal arter, huvudsakligen caryophyllacéer, har förmåga att utbilda serpentinicola biotyper syns det sannolikt, att andra arter, genom utdöende på motsvarande sätt inom utbredningsluckan, blivit verkligt bicentriska. Man borde då kunna vänta sig att finna jämväl andra typer av relikter än de serpentinicola i utbredningsluckan. Typiska reliktbevarande lokaler i form av stora rasmarker etc. saknas emellertid i Jämtland och södra Lappland. Trots detta föreliggar dock här en del reliktförekomster på annat substrat än serpentin. Dylika, vilka behandlats i V, är sålunda de bicentriska arterna *Campanula uniflora* och *Sedum villosum*, som har enstaka, isolerade och ekologiskt specialiserade populationer i utbredningsluckan; vidare bl. a. den sydligt unicentriska *Kobresia simpliciuscula*, som har isolerade reliktpopulationer längre norrut (Lycksele lappmark och Kuusamo). Sannolikt har åtskilliga fjällväxter i postglacial tid inte bara fått minskad utbredning, vilket lett till centriskhet, utan kanske även helt försvunnit från den fennoskandiska floran. Flera av våra sällsynta fjällväxter lever i våra dagar på undergångens brant, endast representerade av små, biotypfattiga och ekologiskt specialiserade populationer. Sådana arter är t. ex. *Carex scirpoidea*, *Potentilla hyparctica*, *P. multifida*, *Saxifraga aizoon*, *Oxytropis deflexa*. Dessa visar i nutiden endast spridning inom den ytterst speciella och begränsade lokaltyp, där de förekommer. Då dessa arter invandrade i Fennoskandien efter istiden, vare sig det skedde från isfria refugier eller från annat håll, måste deras populationer varit större och mer biotyprika. Den krympning av vissa fjällväxters utbredning under senare postglacial tid, som är förutsättning för förekomsten av serpentinicola relikter, kan således även spåras genom förekomsten av andra relikter än de serpentinicola.

Arenaria humifusa-problemet

Förekomsten av *Arenaria humifusa* på serpentin i Fennoskandien har huvudsakligen behandlats i III och IV, varvid i det senare arbetet huvudsakligen de nya svenska fynden behandlas.

Arenaria humifusa beskrevs av Wahlenberg (Flora Lapponica 1812) på grundval av material, som han insamlat på Unna Tuki i Lule lappmark. Den nya arten kom dock ej att slå igenom och föll snart i glömska. Först 1934 återupptäcktes arten i Fennoskandien

av NORDHAGEN, som fann den på kalkstensfjället Duken på Mageröy. Genom herbariestudier kunde NORDHAGEN (1935) fastställa fem lokaler för denna art i Fennoskandien. Det föreföll tveksamt, om arten tillhörde den svenska floran, ty den hade ej kunnat återfinnas på originallokalen. Detta skedde dock 1940, då DAHLBECK fann en liten förekomst i närheten av Unna Tuki. Arten, som tidigare betecknats som en utpräglad kalkväxt, överfördes dock av mig i arbetet I till de serpentinicola arternas kategori. Denna ståndpunkt grundade sig på de rika fynd av arten, som jag gjort på serpentinerna vid Krutvattnet i Hattfjelldal, där arten tidigare var känd från blott en lokal. Genom tillkomsten av en monografi över berggrunden inom Sulitelma-Salojaure-området i västra Lule lappmark (KAUTSKY 1953) erhölls kännedom om flera serpentinförekomster i detta område. I avsikt att efterforska *Arenaria humifusa* på dessa företogs under åren 1953–1954 inventeringar som ledde till upptäckterna av dels en rik förekomst på serpentin nära Unna Tuki, dels ett tiotal andra vid Salojaure ca tre mil längre norrut.

I samband med exkursioner i Nordnorge under de senaste åren har jag även haft tillfälle att besöka en del serpentinområden. Resultatet har blivit, att tre nya lokaler för *Arenaria humifusa* upptäckts, nämligen vid Skipsfjord på Mageröy (III) samt vid Yttre och Indre Kåven vid Langfjord i Talvik (V).

Arenaria humifusa växer på serpentin under varierande betingelser. Den förekommer i springor och vittringsgrus på relativt torra, exponerade ställen, såväl som i mossmattor i fuktiga och skuggiga klippskrevor. I det senare fallet får växten ett utseende, som avviker från den normaltyp, på vilken beskrivningar och avbildningar i nordisk litteratur grundar sig. Den uppvisar därvid mycket gracil växt, långa internodier och skaftade blommor (IV).

Arenaria humifusa är i Skandinavien en utpräglad serpentinicol relikt. Inom de båda isolerade förekomstcentra vid Hattfjelldal och Virihaure, som också är de enda inlandslokalerna, är arten strängt serpentinicol. I Finnmark, där arten är kustbunden, är den ännu mestadels serpentinicol. Först längre österut, på Fiskarhalvön, syns arten ha mer betydande förekomster av icke-serpentinicola biotyper. De nuvarande serpentinicola populationerna vid Hattfjelldal och Virihaure kan ej som sådana ha överlevt istiden på kustrefugier, eftersom serpentin saknas inom alla tänkbara refugieområden. De serpentinicola populationerna måste därför under postglacial tid ha utdifferentierats ur en mer allmänt utbredd och biotyprik population

av *A. humifusa*. Arten har avgjort sin tyngdpunkt i nordöstligaste Fennoskandien. Om arten överlevt istiden inom Fennoskandien, bör det därför sannolikt ha skett på kustrefugier vid Finnmarks kuster eller längre österut. Artens västarktiska utbredning gör det dock sannolikt, att ett sådant istidsöverlevande skett i Fennoskandien. Möjligheten av att den oansenliga växten skulle vara hittills förbisedd på t. ex. Kolahalvön och inom längre österut belägna arktiska områden kan dock ej helt uteslutas och därmed ej heller möjligheten att arten skulle kunna vara en senglacial eller tidig postglacial nordöstlig invandrare i Fennoskandien.

Serpentinjorden och dess inverkan på växtligheten

Serpentinstenen vittrar vanligen till en rödaktig, mjälig mineraljord, som genom sin mekaniska sammansättning inom nordliga områden visar en utpräglad tendens till solifluktion. Genom att det vanligen tunna jordlagret i de flesta fall vilar på plan serpentinberggrund, blir dräneringen dålig. Detta, liksom den sparsamma vegetationen på serpentin, bidrar till att i hög grad accentuera solifluktionen. Inom de flesta svenska serpentinfälten är solifluktion och andra frostfenomen allmänt förekommande. Härigenom hindras växttäcket att sluta sig, och vegetationen förblir på pionjärstadiet. Än starkare framträder detta förhållande inom serpentinplatån på fjället Mt Albert på Gaspé, där ett vidsträckt område visar edafiskt betingade markförhållanden, som nära överensstämmer med den arktiska tundrans (II).

Serpentinjordens kemiska sammansättning växlar något, dels beroende på serpentinstenens sammansättning, dels under vilka klimatiska förhållanden vittringen äger rum. Följande ungefärliga sammansättning kan anses representativ för de nordsvenska serpentinerna: SiO_2 ca 40%; Al_2O_3 ca 1%; Fe_2O_3 vanl. ca 5%; Cr_2O_3 ca 0,4%; FeO ca 5%; Ni ca 0,2%; MgO ca 40%; spår av CaO, MnO, $Na_2O \cdot K_2O$.

Författaren har endast utfört ett relativt begränsat antal analyser av svenska serpentinjordar. De klimatiska förhållanden under vilka vittringen äger rum gör dock att vittringsjordens sammansättning mycket litet skiljer sig från moderbergartens. Jag har därför i stor utsträckning kunnat använda mig av det analysmaterial som föreligger för svenska serpentinstenar (T. Du Rietz 1935).

Om orsaken till serpentinjordens speciella effekt på växtligheten har under tidernas lopp olika meningar förts fram (I p. 115–117).

Det syns dock vara tydligt, att serpentinjorden är starkt ogynnsam för de flesta växter. Endast serpentinicolerna har uppenbarligen förmåga att uthärda eller kompensera serpentinens ogynnsamma effekt.

Genom jämförande ekologiska undersökningar, varvid jag i de flesta fall haft kännedom om serpentinstenens kemiska sammansättning, har jag kunnat påvisa, att serpentineffekten minskar så snart serpentinstenen innehåller kalcium i mer betydande mängd (I). Denna iakttagelse har bekräftats av WALKERS experimentella undersökningar (WALKER 1954), vilka visar, att utpräglade serpentinicoler fysiologiskt utmärkes av ett ytterligt lågt kalciumbehov, medan å andra sidan kalciumbristen gör det omöjligt för de flesta andra växter att växa på serpentin. WALKER (op. cit.) påstår därför, att den låga kalciumhalten är huvudorsaken till serpentinens speciella effekt, och att andra orsaker är av sekundär betydelse.

Ytterligare en viktig iakttagelse har gjorts vid mina jämförande ekologiska fältstudier. Flera av de mest utpräglade serpentinicolerna, i första hand *Viscaria alpina* men även t. ex. *Melandrium rubrum*, *Minuartia verna*, *Rumex acetosa* och *Agrostis*-arter, är ävenledes typiska för malmutgångar och annan anrikning av tunga metaller i jorden. *Viscaria alpina* är därvid känd som en speciell »kopparväxt» eller »kisplante» (VOGT 1942). De tunga metaller, som främst synes attrahera vissa växter, är koppar och zink. Det element i serpentinen, som till sin biologiska verkan närmast ansluter sig till koppar och zink, är utan tvivel nickel. Jag har på så sätt funnit ytterligare stöd för den teori som tidigare framlagts av ROBINSON *et al.* 1935 och KOTILAINEN 1944 (I p. 120–121), nämligen den att en förhållandevis hög koncentration av nickel och krom i serpentinen skulle vara den viktigaste orsaken till denna bergarts speciella effekt på växtligheten. Detta har nyligen ytterligare bekräftats genom LOUNAMAAS semi-kvantitativa, spektrografiska analyser av finska växter (LOUNAMAA 1956), vilka visar en påfallande hög koncentration av krom och nickel hos utpräglade serpentinicoler. Liknande resultat har tidigare erhållits av MINGUZZI och ORNELLA VERGNANO (1948, 1953) samt LISANTI (1952) vid askanalyser av italienska serpentinväxter. De förra har även framställt hypotesen (1948), att nickel skulle ersätta kalcium vid vissa ämnesomsättningsprocesser. Det förefaller dock sannolikt, att den låga kalciumhalten (liksom bristen på näringsämnen över huvud taget) är förutsättningen, för att den i serpentinen förekommande relativt höga koncentrationen av nickel

och krom skall ge ett så kraftigt utslag gentemot växtligheten. Frågan är dock inte slutgiltigt löst, och det fordras framförallt ingående fysiologiska undersökningar över serpentinicolernas jonkonsumtion under olika förhållanden för att komma lösningen närmare.

Summary

Studies on the Flora of Serpentine Rocks in Northern Fennoscandia and Northeastern North America

This work is a brief summary of the following papers by the author:

I. Plant Life on Serpentines and Related Rocks in the North of Sweden. *Acta Phytogeogr. Suec.*, 31. Uppsala 1953.

II. Notes on the Flora of the Gaspé Peninsula. *Svensk Bot. Tidskr.*, 48: 1. Uppsala 1954.

III. Arenaria humifusa on Serpentine in Scandinavia. *Nytt Mag. f. Botanikk*, Vol. 3. Oslo 1954.

IV. Arenaria humifusa i Sverige. English summary: Arenaria humifusa in Sweden. *Svensk Bot. Tidskr.*, 49: 1–2. Uppsala 1955.

V. De serpentinicola elementen i Fennoskandiens flora. English summary: The Serpentinicolous Elements in the Flora of Fennoscandia. *Svensk Bot. Tidskr.*, 51: 1. Uppsala 1957.

In the following, these papers will be referred to as *I–V*. Of these, *I* is the most comprehensive study. In its first chapter the flora and vegetation of 41 serpentine areas in Lappland and Jämtland are reported. In addition, all plants found on serpentine in northern Sweden are listed. The following new varieties are described by the author: *Cerastium alpinum* var. *serpentinicola*, *Viscaria alpina* var. *serpentinicola*, *Melandrium rubrum* var. *serpentinicola* and var. *smithii*, and in a later paper (*V*), *Rumex acetosa* ssp. *pratensis* var. *serpentinicola*, *Minuartia biflora* var. *serpentinicola*.

In a later chapter the serpentine flora is discussed from a phytogeographical point of view. Comparisons are made of the serpentine flora of N. Sweden and that of NE. Canada. The last chapter deals with the chemical compositon of serpentine soils, and the cause of their particular effect upon plant life is discussed.

In the second paper (*II*) the flora of the serpentine area of Mt Albert in the Gaspé Peninsula is discussed more comprehensively. It is shown that the abundance of arctic plants on Mt Albert is

mainly due to edaphic conditions created by the serpentine soil of its flat table-top. Thus, the arctic elements are serpentinicolous relics on Mt Albert, i.e. remnants from the early post-glacial flora.

Papers *III* and *IV* deal with the occurrence of *Arenaria humifusa* as a serpentinicolous plant in Fennoscandia. This plant is a serpentinicolous relic in Fennoscandia and restricted to serpentine except in the arctic coastal districts east of the mountain range, where it is also found on calcareous rocks. In *IV* several recent finds of the species in Sweden are reported.

A complete list of serpentinicolous plants in Fennoscandia is given in *V*. In this paper the phytogeographical significance of the serpentinicolous relics in Fennoscandia is also discussed. In this connection some other relics of the mountain flora of Scandinavia are considered. The serpentinicolous relics as well as the others mentioned are probably of post-glacial age only. They are no doubt indicative of considerable changes in the distribution of the Fennoscandian mountain flora during the Post-Glacial Period.

Citerad litteratur

Björlykke, B., 1938: Vegetasjonen på olivinsten på Sunmöre. — Nytt Mag. f. Naturvid. 79. Oslo.

Du Rietz, T., 1935: Peridotites, serpentines, and soapstones of northern Sweden. — Geol. För. Stockh. Förh. 57. Sthlm.

Fernald, M. L., 1925: Persistence of plants in unglaciated areas of boreal America. — Mem. Amer. Acad. Arts & Sci. 15: 3.

Gartner, H., 1939: Zur systematischen Anordnung einiger Arten der Gattung Cerastium L. — Repert. Spec. Nov. Regni Vegetab. Beih. 113.

Hultén, E., 1955: Cerastium glabratum Hartm., species restituenda. — Arch. Soc. 'Vanamo', 9: suppl. Helsinki.

— 1956: The Cerastium alpinum complex. — Sv. Bot. Tidskr. 50: 3. Uppsala.

Hylander, N., 1955: Förteckning över Skandinaviens växter. 4 uppl. I. Kärlväxter. — Lund.

Kautsky, G., 1953: Der geologische Bau des Sulitelma-Salojauregebietes in den nordskandinavischen Kaledoniden. — S. G. U. Årsbok 46, N:o 4 (Ser. C n:o 528). Sthlm.

Kotilainen, M. J., 1944: Kasvit erikoislaatuisen substraatin indikattoreina. — Soc. Sci. Fenn. Årsbok 22: 6. Helsinki.

— & Salmi, Veera, 1950: Two serpentinicolous forms of Cerastium vulgatum L. in Finland. — Arch. Soc. 'Vanamo'. Helsinki.

— & Seivala, O., 1954: Observations on serpentine flora at Sunnmöre. A serpentinicolous form, Cerastium alpinum L. var. nordhagenii Kotil. & Seivala, var. nova. — Nytt Mag. f. Botanikk, Vol. 3. Oslo.

KRUCKEBERG, A. R., 1954: The ecology of serpentine soils: a symposium. III. Plant species in relation to serpentine soils. — Ecology 35: 2.
KULLING, O., 1955: Beskrivning till berggrundskarta över Västerbottens län. 2. Den kaledoniska fjällkedjans berggrund inom Västerbottens län. — S. G. U. Ser. Ca Nr 37. Sthlm.
LISANTI, E. L., 1952: Contributo allo studio delle morfosi che si riscontrano sui serpentini (possibilità di chemiomorfosi). — Nuov. Giorn. Bot. Ital. Vol. LIX. Firenze.
LOUNAMAA, J., 1956: Trace elements in plants growing wild on different rocks in Finland. — Ann. Bot. Soc. 'Vanamo'. Tom. 29. N:o 4. Helsinki.
MINGUZZI, C. & VERGNANO, ORNELLA, 1948: Il contenuto di nichel nelle ceneri di Alyssum Bertolonii Desv. — Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem. A, 55. Firenze.
— & —, 1953: Il contenuto di elementi inorganici delle piante delle formazione ofiolitica dell'impruneta (Firenze). — Nuov. Giorn. Bot. Ital. Vol. LX. Firenze.
NORDHAGEN, R., 1935: Om Arenaria humifusa og dens betydning for utforskningen av Skandinavias eldste floraelement. — Bergens Mus. Årbok 1935, Naturv. rekke. No 1. Bergen.
— 1936: Versuch einer neuen Einteilung der subalpinen-alpinen Vegetation Norwegens. — Ibid. 1936. No 7. Bergen.
NOVÁK, F. A., 1927: Ad florae Serbiae cognitionem additamentum alterum. — Preslia 5. Praha.
ROBINSON, W. O., EDGINGTON, G., and BYERS, H. C., 1935: Chemical studies of infertile soils derived from rocks high in magnesium and generally high in chromium and nickel. — U.S. Dept. Agr., Techn. Bull. 471. Washington.
RUNE, O., 1953: Plant life on serpentines and related rocks in the north of Sweden. — Acta Phytogeogr. Suec. 31. Uppsala.
— 1954a: Notes on the flora of the Gaspé Peninsula. — Sv. Bot. Tidskr. 48: 1. Uppsala.
— 1954b: Arenaria humifusa on serpentine in Scandinavia. — Nytt Mag. f. Botanikk, Vol. 3. Oslo.
— 1955: Arenaria humifusa i Sverige. — Sv. Bot. Tidskr. 49: 1–2. Uppsala.
— 1957: De serpentinicola elementen i Fennoskandiens flora. — Sv. Bot. Tidskr. 51: 1. Uppsala.
VOGT, T., 1942: Geokjemisk og geobotanisk malmleting. II. Viscaria alpina (L.) G. Don. som »kisplante». — D. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Forhandl. 15. Trondheim.
WAHLENBERG, G., 1812: Flora Lapponica. — Berolini.
WALKER, R. B., 1954: The ecology of serpentine soils: a symposium. II. Factors affecting plant growth on serpentine soils. — Ecology 35: 2.